

Echoortung bei Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus*) im Freiland

Von G. JOERMANN

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 10. 1. 1984

Abstract

Echolocation of the common vampire bat (Desmodus rotundus) in the field

Studied was the echolocation behavior of *Desmodus rotundus* in the field. *Desmodus* exclusively uses short broadband signals containing 2-3 downward sweeping harmonics. In free flight sounds with a duration of 1.2-1.5 ms are emitted in a rate of 10-15/s. In the landing procedure the duration decreases linearly in time down to 0.4 ms; the repetition rate increases to 80/s. Before take-off from the roost the animals often emit trills consisting of 10-14 intense pulses in a lower frequency range that probably have social function.

Einleitung

Die Ortungslaute der Fledermäuse sind je nach Art mehr oder weniger variabel. In den letzten Jahren wurden in verschiedenen Familien Beispiele für sehr flexible Ortungssysteme gefunden, bei denen die Tiere je nach Situation völlig unterschiedliche Lauttypen aussenden (SIMMONS und O'FARRELL 1977; AHLÉN 1981; HABERSETZER 1981). Bei Phyllostomatiden wurden dagegen bisher nur kurze, frequenzmodulierte, multiharmonische Laute beschrieben (NOVICK 1963; PYE 1967). Nur in einem einzigen Fall werden zusätzlich lange Laute mit flacher Modulation genannt, bei denen es sich ebenfalls um Ortungslaute handeln soll (*Vampyrum spectrum*, BRADBURY 1970). Allerdings fehlten bisher mit wenigen Ausnahmen (BARCLAY et al. 1981) breiter angelegte Untersuchungen, die verschiedene Orientierungssituationen umfassen. *Desmodus rotundus* ortete in Laborexperimenten ebenfalls mit den für Phyllostomatiden typischen Lauten (SCHMIDT und JOERMANN 1981). Zur Ergänzung dieser Ergebnisse sollte in einer Freilandstudie das Ortungsverhalten der Vampirfledermaus unter natürlichen Bedingungen analysiert werden.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden auf der Finca „La Pacifica“, Provinz Guanacaste, Costa Rica, durchgeführt (85° 10' W; 10° 30' N; ca. 90 m über NN). Die Hacienda umfaßt ein 13 km² großes Areal mit Weideland, Sekundärwald, kleineren Sumpfgebieten sowie 2 Flußläufen (Rio Corobici und Rio Tenorio) mit teilweise primärer Uferbewaldung. Der mittlere Jahresniederschlag beträgt ca 1500 mm; davon fallen 90 % in den beiden Regenzeiten von Ende Mai bis Anfang Juli bzw. Ende August bis Anfang November. Dem relativ trockenen Klima entsprechend ist die ursprüngliche Vegetation als tropischer Trockenwald zu bezeichnen (FRANKIE et al. 1974).

Die Aufnahme der Laute erfolgte über einen Überlagerungsdetektor (QMC Typ S 100). Dabei wurde das Originalsignal auf ein Hochfrequenztonbandgerät (Lennartz 6000/200) aufgenommen und das überlagerte Signal bei niedrigerer Bandgeschwindigkeit auf einem „Uher Report“ registriert. An den zweiten Kanal des Niederfrequenzgerätes war ein zusätzliches Mikrofon zur Kommentierung des Verhaltens angeschlossen. Zur Beobachtung der Fledermäuse bei Dunkelheit stand ein Infrarot-Nachtsichtgerät (Metascope 9902 E) zur Verfügung.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/84/4904-0221 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde 49 (1984) 221-226

© 1984 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Ergebnisse

Desmodus siedelt im Gebiet von „La Pacifica“ ausschließlich in hohlen Bäumen. Die Quartiere finden sich überwiegend entlang der beiden Flußläufe; sie enthalten Gruppen von 2–8, in wenigen Fällen bis zu 25 Tieren. Es findet eine ständige Fluktuation zwischen den Quartieren eines Flusses statt, dagegen kaum ein Austausch zwischen den beiden 5–8 km entfernten Flüssen (WILKINSON pers.). Die Vampirfledermäuse ernähren sich hier fast ausschließlich an Pferden und Weidevieh (TURNER 1975); der Befall ist jedoch gering, da die gesamte Population von *Desmodus* im Bereich der Hacienda nur wenige hundert Tiere umfaßt. Kontrollmaßnahmen werden z. Z. nicht durchgeführt.

Lautaufnahmen wurden beim Verlassen der Quartiere, bei der Rückkehr sowie beim Flug in der Nähe der Quartierbäume durchgeführt. Um Verwechslung mit anderen Arten zu vermeiden, wurden zwei Bäume ausgewählt, die während der Untersuchungsperiode nur von Vampirfledermäusen bewohnt waren. Beide besaßen spaltartige Öffnungen am Fuß, die recht schmal waren, so daß die Fledermäuse nicht hindurchflogen, sondern zunächst auf die Außenseite des Baumes krochen und dann starteten; auch die Landung erfolgte auf der Außenseite. Je nach Mondphase lag die Aktivitätsperiode der Vampirfledermäuse entweder vor Aufgang oder nach Untergang des Mondes. Das erste Tier kehrte meist mehrmals nach kurzem Flug zum Quartier zurück, bevor es endgültig ausflog. Die anderen Mitglieder der Kolonie folgten dann einzeln oder in kleinen Gruppen im Abstand von einigen Minuten bis zu einer halben Stunde. Die niedrige Vegetation in der Umgebung der beobachteten Quartiere war relativ dicht, enthielt aber offene Passagen, die von den Fledermäusen als Flugwege benutzt wurden. Dabei hielten sich die Tiere recht niedrig in einer Höhe von 0,5–1,5 m. Abflug- und Rückkehrrichtung waren meist konstant.

Die in den verschiedenen Orientierungssituationen aufgenommenen Lautserien wurden hinsichtlich Gruppierung, Intervallzeit, Lautdauer und Frequenzaufbau analysiert.

Freier Flug in der Umgebung des Quartiers

In dieser Situation wurden meist Einzellaute in Intervallen von 80–120 ms abgegeben. Weniger häufig traten 2er-Gruppen auf, deren kurzes und langes Intervall (35–45 bzw. 55–75 ms) sich zu einer typischen Gruppendauer von etwa 100 ms addieren; selten fanden sich auch längere Intervalle von 140–160 ms. Die Dauer der Laute betrug im Mittel $1,3 \pm 0,2$ ms ($n = 40$). Die Frequenz-Zeit-Struktur weist 3 abwärts modulierte Komponenten auf, von denen die oberste jedoch so schwach ist, daß sie im Sonogramm meist nicht



Abb. 1. Sonogramm von 4 Ortungslauten verschiedener Tiere im Flug

erscheint (Abb. 1). Eine spektrographische Analyse von 24 Lauten aus 8 Flugserien ergab im Mittel sweeps von 75,2 auf 46,4 kHz, von 100,9 auf 62,6 kHz und von 103,6 auf 85,4 kHz, wobei die 3 Frequenzkomponenten die Reihe der Harmonischen von 2 bis 4 bilden.

Anflug

Bis 1 s vor der Landung entspricht das Lautmuster dem für den freien Flug beschriebenen Schema; danach nimmt die Anzahl der Laute pro Gruppe sukzessiv zu (Abb. 2). Direkt vor der Landung deutet sich meist eine lange Schlußgruppe an; diese Phase war jedoch schlecht zu registrieren, da in dem Landemanöver die Laute nicht mehr auf das 1–2 m

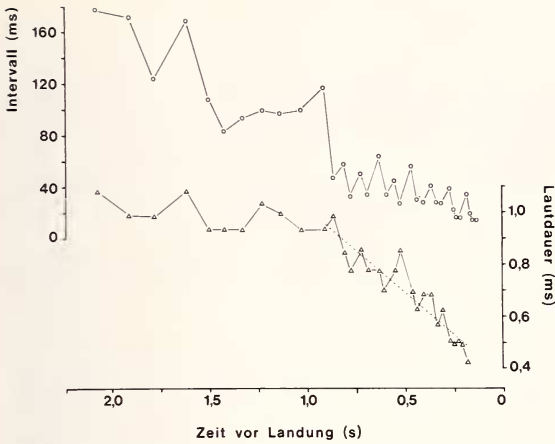


Abb. 2. Intervallzeit (Kreise, linke Ordinate) und Lautdauer (Dreiecke, rechte Ordinate) beim Landeanflug. Für die letzten 0,75 s wurde eine Annäherungsgerade für die zeitliche Änderung der Lautdauer errechnet (punktirierte Linie)

entfernte Mikrophon gerichtet waren. Die Intervalle verkürzten sich auf 25–30 ms zwischen den Lautgruppen und ca. 15 ms innerhalb der Lautgruppen. Das kürzeste gemessene Intervall betrug 11 ms. Bei Einsetzen der 2er-Gruppen, 0,8–1,0 s vor der Landung, beginnen sich die Laute zu verkürzen. In allen ausgewerteten Anflügen nahm die Dauer linear mit der Zeit ab und erreichte kurz vor der Landung 0,4 ms. Die errechneten Regressionsgeraden haben eine Steigerung von $0,6–0,8 \times 10^{-3}$ (Abb. 2). Das bedeutet eine Abnahme der Lautdauer um 0,6–0,8 ms je Sekunde Flugzeit.

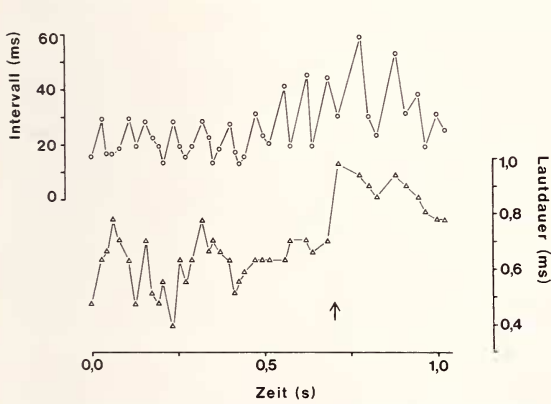


Abb. 3. Intervallzeit (Kreise, linke Ordinate) und Lautdauer (Dreiecke, rechte Ordinate) beim Abflug (Pfeil) eines *Desmodus rotundus* von der Außenseite des Quartierbaumes

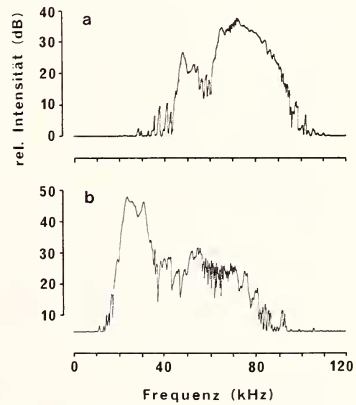


Abb. 5. Frequenzspektrogramme des ersten (a) und vierten Elementes (b) des Trillers aus Abb. 4

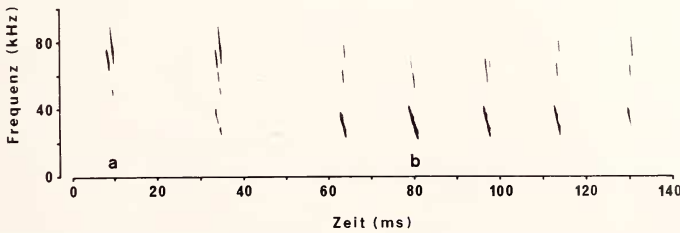


Abb. 4. Sonogramm eines kurzen Trillers; die ersten Laute sind wegen ihrer geringeren Intensität stärker ausgesteuert

Abflug

In den beobachteten Situationen verbrachten die Fledermäuse vor dem Start oft mehrere Minuten bis zu einer Viertelstunde auf der Außenseite des Quartierbaumes. In dieser Zeit orteten sie unregelmäßig in Abständen von bis zu einer Minute. Kurz vor dem Abflug wurden dann Ortungslaute in regelmäßiger Folge abgegeben. Sie traten in Intervallen von 15–40 ms als 2er- bis 4er-Gruppen auf. Die Lautdauer betrug 0,4–0,8 ms. Mit dem Start nahm die Dauer abrupt auf 0,8–1,0 ms zu, die Intervallzeit erhöhte sich auf 25–80 ms (Abb. 3).

Machten sich mehrere Tiere gleichzeitig zum Abflug bereit, so stießen sie häufig vor dem Start einen charakteristischen Triller aus. Dieser besteht aus einer 120–160 ms langen Salve von min. 6, meist jedoch 10–12 sehr intensiven Lauten in regelmäßigen Intervallen von 12–14 ms. Die einzelnen Elemente dauern 1,5–2,0 ms und sind von 34–36 kHz auf 17–20 kHz, also über eine Oktave abwärts moduliert. Darüber finden sich 1 oder 2 um 10–20 dB schwächere Obertöne. Häufig entwickelt sich dieses Frequenzmuster über Zwischenformen aus den Ortungslauten (Abb. 4 und 5). Dabei wird zunächst der sweep bei entsprechender Zunahme der Dauer nach unten ausgedehnt, darauf tritt der in den Ortungslauten unterdrückte Grundton hinzu, und dann beginnt der eigentliche Triller mit einer Erhöhung der Intensität um 12–20 dB, die allein in den Grundton fließt. Anschließend können entsprechende Änderungen in umgekehrter Reihenfolge wieder zu Ortungslauten überleiten.

Diskussion

Die verschiedenen Parameter der Ortungslaute sind mehr oder weniger von der Orientierungssituation abhängig. So tendieren die Fledermäuse in offener Umgebung meist zu längeren Lauten in größeren Intervallen. Das trifft bei *Desmodus* nur teilweise zu. So war die Dauer mit 1,2–1,5 ms im freien Flug nicht größer als unter den engen räumlichen Verhältnissen eines Flugtunnels im Labor (JOERMANN und SCHMIDT 1981); jedoch orteten die Tiere im Freiland bei einem Laut pro Flügelschlag nur mit der halben Peilrate. Im Landeanflug werden Laute und Intervalle sukzessiv verkürzt, wie allgemein für Microchiropteren typisch (SCHNITZLER und HENSON 1980). Im Gegensatz zu diesen Parametern ist der Frequenzaufbau bei *Desmodus* unter allen Bedingungen sehr konstant und stimmt mit den Befunden aus verschiedenen Laborversuchen überein. Beim Angriff auf Beutetiere werden die gleichen Laute registriert, allerdings peilen die Vampirfledermäuse in dieser Situation nur sporadisch (JOERMANN 1984).

Der häufig vor dem Start auftretende Triller dient trotz formaler Ähnlichkeit mit Peillauten sicherlich nicht der Echoortung. Die kurzen Intervalle innerhalb dieser Lautserien lassen nur einen geringen Entfernungsbereich zu, was im Widerspruch zu der hohen Intensität steht. Die Beobachtung, daß diese Triller nur in Gegenwart anderer Tiere ausgestoßen wurden, ist ein zusätzlicher Hinweis auf soziale Funktion.

Demnach ist das Repertoire an Ortungslauten auf einen Typ beschränkt. Das deutet darauf hin, daß in den natürlichen Orientierungssituationen keine konträren Anforderungen an die Echoortung gestellt werden. Im Falle von *Desmodus* hat die Echopeilung beim Nahrungserwerb nur eine untergeordnete Funktion. Vorrangig sind dabei passive akustische Lokalisation, Geruch und im Nahbereich die Thermoperzeption (SCHMIDT 1975, 1978; KÜRTEEN und SCHMIDT 1982). So bleibt als wichtigster Funktionskreis der Echoortung die allgemeine Orientierung im Raum, also die Einhaltung von Flugwegen bei vollständiger Dunkelheit und die Vermeidung von Hindernissen. Man kann deshalb von einem generellen Typus der Echoortung sprechen. Das belegen auch morphologische Untersuchungen des akustischen Systems. Die peripheren Kerngebiete der Hörbahn sind bei *Desmodus* sehr gleichmäßig entwickelt, erreichen aber nicht die Progressionsindices

insectivorer Arten (BARON 1974). Dieselben morphologischen Verhältnisse fanden sich trotz unterschiedlicher Nahrungsspezialisierung bei allen untersuchten Phyllostomatiden. Dies und die weitgehende Übereinstimmung im Lauttyp deuten auf eine recht einheitliche Echoortung innerhalb dieser Familie mit nur geringen spezifischen Anpassungen hin. Das schließt jedoch nicht aus, daß die Ultraschallorientierung entscheidend beim Auffinden von Nahrung beteiligt sein kann. In diesen Fällen sind aber die Anforderungen an die Echoortung offenbar unabhängig von der Art der Nahrung und werden durch den gleichen Lauttyp abgedeckt. Dabei ist ein wesentliches Merkmal der Laute die hohe Bandbreite, die eine gute Objektdifferenzierung zuläßt (NEUWEILER 1982), also bei der Suche nach Beute auf dem Untergrund von Nutzen ist.

Danksagung

Herrn Professor Dr. U. SCHMIDT danke ich für die vielfältige Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit. Herr Professor Dr. H. SCHNEIDER stellte freundlicherweise einen Teil der Geräte zur Verfügung. Die Arbeiten in Costa Rica wurden durch Herrn W. HAGNAUER und den Servicio de Parques Nacionales unterstützt. Die Graduiertenförderung und die Deutsche Forschungsgemeinschaft gewährten finanzielle Mittel.

Zusammenfassung

Die Echoortung der Gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*) wurde in verschiedenen Situationen im Freiland untersucht. *Desmodus* ortet ausschließlich mit kurzen Lauten aus 2-3 abwärts modulierten Harmonischen. Im freien Flug werden 1,2-1,5 ms lange Laute mit einer Wiederholrate von 10-15 s abgegeben. Etwa 1 s vor der Landung setzt eine lineare Verkürzung der Laute auf 0,4 ms ein; die Wiederholrate steigt auf 80/s. Vor dem Abflug werden häufig Triller aus 10-14 intensiven Lauten mit niedrigerer Frequenz abgegeben, die vermutlich soziale Funktion besitzen.

Literatur

- AHLEN, I. (1981): Identification of Scandinavian bats by their sounds. Swedish Univ. Agric. Sciences, Dept. Wildlife Ecol., Report 6, Uppsala.
- BARCLAY, R. M. R.; FENTON, M. B.; TUTTLE, M. D.; RYAN, M. J. (1981): Echolocation calls produced by *Trachops cirrhosus* (Chiroptera: Phyllostomatidae) while hunting for frogs. Can. J. Zool. 59, 750-753.
- BARON, G. (1974): Differential phylogenetic development of the acoustic nuclei among Chiroptera. Brain, Behav. Evol. 9, 7-40.
- BRADBURY, J. W. (1970): Target discrimination by the echolocating bat *Vampyrum spectrum*. J. Exp. Zool. 173, 24-46.
- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. (1974): Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62, 881-919.
- HABERSETZER, J. (1981): Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei*. A field study. J. Comp. Physiol. 144, 559-566.
- JOERMANN, G. (1984): Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Echoortungssystems der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. Diss. Bonn.
- JOERMANN, G.; SCHMIDT, U. (1981): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag. Z. Säugetierkunde 46, 136-146.
- KÜRTEIN, L.; SCHMIDT, U. (1982): Thermoperception in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). J. Comp. Physiol. 146, 223-228.
- NEUWEILER, G. (1982): Echoortung. In: Biophysik. Ed. by W. HOPPE et al. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 2nd ed., 708-722.
- NOVICK, A. (1963): Orientation in neotropical bats. II. Phyllostomatidae and Desmodontidae. J. Mammalogy 44, 44-56.
- PYE, A. (1967): The structure of the cochlea in Chiroptera. III. Microchiroptera: Phyllostomatoidea. J. Morph. 121, 241-254.
- SCHMIDT, U. (1975): Vergleichende Riechschwelenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren (*Desmodus rotundus*, *Artibeus lituratus*, *Phyllostomus discolor*). Z. Säugetierkunde 40, 269-298.
- SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt: E. Ziemsen.
- SCHMIDT, U.; JOERMANN, G. (1981): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. I. Charakteristika der Ruhelaute einer kolumbianischen und einer mexikanischen Population. Z. Säugetierkunde 46, 129-136.

- SCHNITZLER, H.-U.; HENSON, O. W., Jr. (1980): Performance of airborne sonar systems. I. Microchiroptera. In: Animal sonar systems. Ed. by R. G. BUSNEL and J. F. FISH. New York: Plenum Press. 109-181.
- SIMMONS, J. A.; O'FARRELL, M. J. (1977): Echolocation by the long-eared bat, *Plecotus phyllotis*. J. Comp. Physiol. **122**, 201-214.
- TURNER, D. C. (1975): The vampire bat: A field study in behavior and ecology. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press.

Anschrift des Verfassers: Dr. GERHARD JOERMANN, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1

Seasonal feeding habits of small mammals in Kenya

By B. R. NEAL

Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon

Receipt of Ms. 1. 2. 1984

Abstract

The natural feeding habits of *Acomys percivali* Dollman, *A. wilsoni* Thomas, *Tatera nigricauda* (Peters), *T. robusta* (Cretzschmar), *Taterillus emini* (Thomas), *Saccostomus campestris* Peters, and *Elephantulus rufescens* (Peters) were studied in a semi-arid region of central Kenya.

Insects formed the major resource base of most species and were an important dietary item in all species, at least at certain times of the year. The seasonal changes in diet were generally quite predictable and related to the seasonal availability of certain food items. The maximum consumption of plant stem and leaf material occurred during the rains. Seeds were most frequently consumed during the month-long period after the end of the rains, and insects were most common in the diet during the dry seasons.

The diets of three species were studied in two different habitats. Their diets were similar in the two habitats, but significant differences were detected in the proportions of individual food items consumed in the two areas.

There was a large potential overlap of diets, particularly for the most abundant species, although the actual overlap could not be measured because most food items were not specifically identified.

Introduction

African small mammals are the dominant mammalian fauna in many ecosystems but there is a paucity of information about their food habits (DELANY and HAPPOLD 1979; KINGDON 1974). Thus, it is not possible in most cases to evaluate the impact of small mammals in African ecosystems, or to determine how food habits affect other aspects of their ecology such as competitive interactions or breeding patterns.

During the past ten years attempts have been made to quantify the diets and examine the seasonal variation in food habits of a few species of African small mammals. Such studies include those of COLE (1975), EMMONS (1980), and GENEST-VILLARD (1980) on various species of forest rodents; FIELD (1975) on two grassland rodent species; TAYLOR and GREEN (1976) on rodent species inhabiting agricultural areas; and HUBERT et al. (1981), PERRIN (1980) and RATHBUN (1979) on various species of rodents and elephant-shrews living in semi-arid areas.

This paper documents the feeding habits of six species of rodents and one species of